УДК 595.783:591.471.274

Д. Л. Гродницкий, М. В. Козлов

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ КРЫЛЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДОТРЯДА PAPILIONINA (LEPIDOPTERA)

Функционально-морфологический подход при исследовании крылового аппарата насекомых оказался весьма эффективным: его результаты используются как для анализа биомеханики крыла, так и для филогенетических построений. В отечественной литературе разработка данной проблемы связана с именем А. К. Бродского. Однако в опубликованных им исследованиях (Бродский, 1981, 1986, 1987; Бродский, Иванов, 1983) приводятся материалы почти исключительно по архаичным группам крылатых насекомых.

Функциональная морфология крыльев бабочек исследована фрагментарно. Опубликованы результаты изучения низших чешуекрылых (Гродницкий, Козлов, 1985; Козлов, 1987а), ивовой кривоусой листовертки и зерновой моли (Козлов, 1987б). Данные по функциональной морфологии легли в основу анализа эволюционно-адаптивных преобразований крыльев бабочек (Козлов и др., 1986), однако особенности строения машущей поверхности отдельных групп при этом практически не обсуждались. К настоящему времени накоплен обширный материал, позволяющий проследить изменения в распределении по крылу основных функциональных элементов (жилок, складок и других рельефных образований) во всех выделенных ранее линиях специализации крылового аппарата. В предлагаемой работе мы рассматриваем преимущественно крупных, хорошо летающих чешуекрылых с относительно широкими крыльями.

В основу исследования легли серии фотоснимков закрепленного полета 28 видов чешуекрылых, относящихся по принятой нами классификации к подотряду Papilionina (=Ditrysia). Фотосъемка проводилась в 1985—1987 гг. в Ленинграде, Красноярске и Лагодехи по описанной ранее (Гродницкий, Козлов, 1985; Гродницкий, 1987) методике. Кроме того, фотографировали незакрепленный полет бабочек у светлого экрана. В обоих случаях в качестве осветителя использовалась импульсная лампа-вспышка. Жилкование изучали на препаратах крыльев с удаленными чешуйками. Особенности организации чешуйчатого покрова, включаемые нами в понятие функциональной морфологии крыльев, рассматриваются в отдельной работе.

Морфология машущей поверхности. Неоднородность крыловой пластины связана с наличием на ней участков различной толщины, обозначаемых как жилки и складки. Жилки представляют собой трубчатые элементы переменного диаметра. Термин «складка», широко используемый в энтомологической литературе, трактуется разными авторами неоднозначно (Емельянов, 1977; Бродский, Иванов, 1983; Бродский, 1987). Мы понимаем под складками морфологически выраженные пограничные линии между двумя участками крыла, расположенными под некоторым углом друг к другу; складки можно рассматривать как результат сгибания крыловой мембраны. Если величина угла между образующими складку поверхностями изменяется при функционировании крыла, мы обозначаем эту структуру как складку переменной конфигурации. Альтернативным вариантом служат складки постоянной конфигурации.

У некоторых насекомых в полете наблюдается отгиб вершин крыльев. Линия отгиба не выражена морфологически, хотя ее положение у некоторых объектов может быть установлено по местам утончения жилок, и не является складкой в нашем понимании.

Крыло представляет собой профилированную пластину. Профиль крыла имеет сложную форму, которая определяется взаимным располо-

жением жилок, складок и заключенных между ними участков мембраны. Макрорельеф машущей поверхности изменяется при движении крыльев и их складывании за счет изменения взаимного расположения его участков, разделенных линиями деформации — складками переменной конфигурации или линией отгиба вершины. Одновременно складки могут выполнять функцию ребер жесткости. Таким образом, одна и та же складка переменной конфигурации в зависимости от направления приложенного к крылу усилия играет роль либо линии деформации, либо опорного элемента. Складки постоянной конфигурации являются исключительно опорными элементами.

Итак, жилки и складки формируют на крыле единую опорную систему и в некоторых случаях выступают как функциональные аналоги. Например, на передних крыльях первичных молей присутствуют жилка CuP и складка scup (Гродницкий, Козлов, 1985). Подобное дублирование, по-видимому, оказалось избыточным, что привело к частичной или полной редукции жилки CuP (по крайней мере, средней ее части) у многих чешуекрылых.

Мы придерживаемся общепринятой системы обозначений жилок, которая отличается от используемой в отечественных определителях лишь обозначением лежащей за CuA жилки как CuP (Козлов, 1987а). Не вполне ясна гомологизация жилок, лежащих позади CuA. У ручейников жилки, обозначавшиеся ранее как A_1 в передних крыльях и CuP в задних, по мнению В. Д. Иванова (1985), следует считать посткубитальными (PCu). Возможно, такая трактовка этих жилок применима и к чешуекрылым, однако для решения этого вопроса необходимы специальные исследования.

Более сложен вопрос о системе обозначений складок, поскольку положение их на крыле более лабильно, и даже у близкородственных групп они могут проходить по-разному (Расницын, 1980). Названия складок, предложенные Р. Вуттоном (Wootton, 1979), неупорядочены и, как следствие, неудобны в употреблении. Наиболее успешная, с нашей точки зрения, разработка системы обозначений складок принадлежит А. Ф. Емельянову (1977), который дает названия складкам по предлежащим стволам жилкования. Недавняя попытка А. К. Бродского (1987) ввести новую номенклатуру складок, также базирующуюся на топографических принципах, представляется функционально избыточной, так как в основном дублирует систему А. Ф. Емельянова, отличаясь от нее лишь буквенными обозначениями. Более того, А. К. Бродский принимает за поперечную складку линию отгиба вершины и вводит понятие косой складки, наличие которой в архетипе жилкования крыльев у насекомых не подтверждается никакими известными нам фактическими данными, включая его собственные. Принимая систему А. Ф. Емельянова (1977), мы можем согласиться лишь с дополнением ее складкой радиального сектора (srs), поскольку у низших чешуекрылых между R_1 и R_5 действительно имеется две складки (Гродницкий, Козлов, 1985).

Функциональная двукрылость определяет значительные морфологические изменения задних крыльев. Наиболее существенными преобразованиями являются утрата жилок радиального сектора, а также, как правило, редукция складок sr и srs. Интересная модификация жилкования задних крыльев наблюдается у коконопрядов (Lasiocampidae) (рис. 1, *3*). В пределах этого семейства встречаются виды, у которых ствол Sc заднего крыла соединен с передним краем крыла поперечными жилками. Их число достигает 10—12 и часто варьирует даже у особей одного вида. Эти жилки обычно обозначаются как гумеральные (Кузнецов, 1915; Чистяков, Беляев, 1984). Однако в архетипе жилкования крылатых насекомых присутствует лишь одна поперечная (гумеральная) жилка, соединяющая стволы C и Sc близ основания крыла (Емельянов, 1977); ее полимеризация в пределах класса не отмечена. Напротив, гребенчатая Sc весьма характерна для представителей многих примитивных

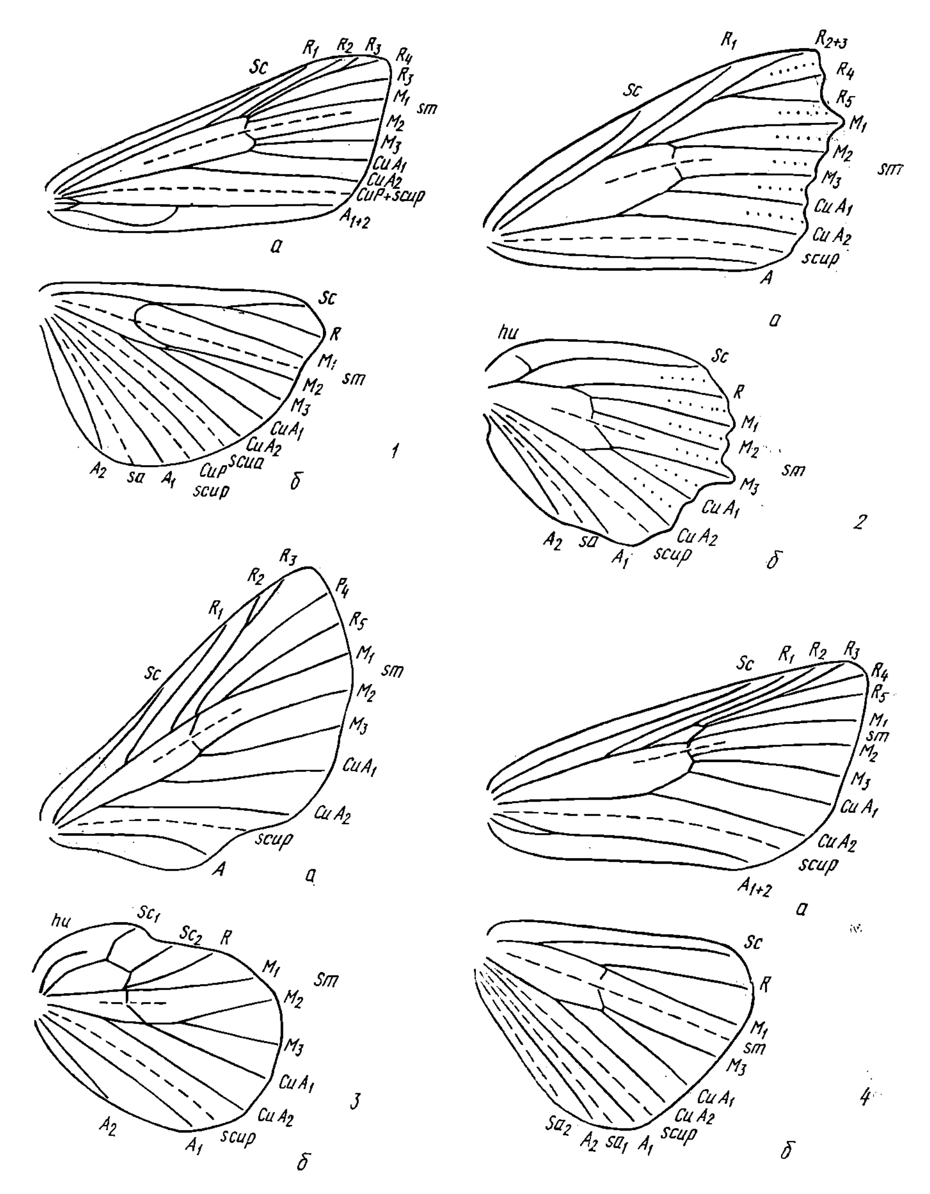


Рис. 1. Функциональные элементы крыльев:

1 — Margaritia sticticalis L.; *2 — Aglais urticae* L.; *3 — Phyllodesma tremulifolia* Hbn.; *4 — Helicoverpa armigera* Hbn.; *а* — переднее; *б* — заднее крыло (сплошные линии — жилки: *C* — костальная, *Sc* — субкостальная, *R* — радиальные, *M* — медиальные, *CuA* — переднекубитальные, *CuP* — заднекубитальные, *A* — анальные; прерывистая линия — генеральные складки: *sm* — медиальная, *scua* — переднекубитальная, *scup* — заднекубитальная, *sa* — анальная; пунктирные линии — периферические складки; длина масштабной линейки 5 мм).

групп (стрекоз, большекрылых, сетчатокрылых, верблюдок и др.). Исходя из этого, мы обозначаем указанные жилки как ответвления субкостального ствола; вопрос о наличии собственно гумеральной жилки в задних крыльях коконопрядов остается открытым.

Объединение переднего и заднего крыла в единую машущую поверхность позволяет рассматривать пару крыльев одной стороны тела насекомого как аналог отдельного крыла функционально четырехкрылых объектов. При этом наиболее заметно сходство машущей поверхности бабочек с задним крылом генерализованных заднемоторных насекомых, например, прямокрылых и веснянок. Линия отгиба вершины машущей

поверхности у чешуекрылых (если она имеется) располагается целиком в пределах переднего крыла, выходя на его край в месте впадения жилки CuP, как и у веснянки *Isogenus nubecula* Newman (Бродский, 1981). Складка scup передних крыльев бабочек в этом случае практически не функционирует как линия деформации. Ее роль принимают на себя медиальная (sm) или заднекубитальная (scup) складки заднего крыла.

При расширении задних крыльев огневок, совок и других чешуекрылых кубитальные и анальные складки (рис. 1, *1, 4*), опосредующие их складывание, аналогичны складкам sa_2—sa_4, располагающимся в пределах анального веера у веснянок. Описанная аналогия служит примером конвегрентного сходства органов полета, возникшего на резко различающейся морфологической основе. Подобное сходство, вероятно, свидетельствует о единстве аэродинамических механизмов, лежащих в основе функционирования крылового аппарата этих насекомых.

Функциональная интерпретация изменений морфологии машущей поверхности. Рассмотренные выше складки, доходящие до основания крыла, А. Ф. Емельянов (1977) называет генеральными. Помимо них, на крыльях бабочек могут присутствовать короткие периферические складки. Они обнаружены у большинства крупных чешуекрылых — бражников (например, *Macroglossum stellatarum* L., *Laothoe populi* L.), нимфалид (*Aglais urticae* L., *Inachis io* L.), сатирид (*Erebia ligea* L.), белянок (*Pieris rapae L., Laptidea sinapis* L.), парусников (*Parnassius nomion* Hb.), совок (*Noctua fimbra* L., *Pseudopis prasinana* L.) и многих других. Все эти складки имеют постоянную конфигурацию и служат, вероятно, для укрепления внешнего края машущей поверхности. Появление их связано с развитием быстрого и маневренного полета.

Расположение складок переменной конфигурации, по которым крыло заметно перегибается в цикле взмаха, по-видимому, связано с формой края машущей поверхности. Так, некоторые складки выходят на край крыла в середине глубоких вырезок. Примерами являются складки sm у многих серпокрылок (Drepanidae) и scup у коконопряда *Phyllodesma tremulifolia* Hb. (рис. 1, *3*) в передних крыльях, а также sm у лугового мотылька (*Margaritia sticticalis* L.) (рис. 1, *1*) и у многих нимфалид и сатирид в задних крыльях (рис. 1, *2*). Очевидно, вырезки облегчают деформацию машущей поверхности по соответствующим складкам. Возникновение глубоких вырезок может также быть связано со способом складывания крыльев в покое, как это показано для пальцекрылок (Pterophoridae) (Wasserthal, 1974).

Функции складок переменной конфигурации не ограничиваются изменением профиля крыла в цикле взмаха. У многих видов их развитие связано со складыванием крыльев. У листоверток (например, *Pandemis heparana* Den. et Schiff.— Козлов, 1987б), ширококрылых молей (*Cheimophila salicella* Hbn., *Depressaria taciturna* Meyr.) и многих других чешуекрылых складывание заднего крыла осуществляется по двум складкам — scup и sa. У более специализированных форм число складок возрастает. На задних крыльях обоих изученных видов огневок (*Margaritia sticticalis* L., *Microstege* sp.) за жилкой CuA_2 располагаются жилки CuP, A_1, A_2 и складки scua, scup и sa_1. Аналогичная картина распределения жилок и складок обнаружена на крыльях совок (*Noctua fimbria* L., *Pseudopis prasinana* L., *Helicoverpa armigera* Hbn.). У этих бабочек на задних крыльях редуцируется жилка CuP; на ее месте располагается складка scup. Две следующие за ней жилки традиционно обозначаются как A_1 и A_2, а складки соответственно — sa_1 и sa_2 (рис. 1, *4*). В результате в расширенной части заднего крыла огневок и совок возникают аналогичные системы из трех складок, обеспечивающие компактное складывание крыла. При этом, в отличие от листоверток и ширококрылых молей, у которых складки scup и sa расположены в непосредственной близости с жилками, у совок и огневок жилки находятся

посередине отграничиваемых складками полей. По-видимому, такое расположение опорных элементов повышает прочность крыла и в то же время облегчает управление его складываемой областью.

При полете в течение маха вниз складка scup задних крыльев вогнута, а sa — выгнута. За счет этого в зоне, отграничиваемой складкой scup, образуется характерная выпуклость, направленная от основания заднего крыла назад вдоль тела насекомого (рис. 2, *1, 2*). Эта структура обнаружена практически у всех исследованных нами видов чешуекрылых. Эксперименты по визуализации воздушных потоков вблизи крыльев летящей толстоголовки *Thymelicus lineola* Ochs. показали, что это образование, обозначаемое иногда как анальный желоб, выполняет аэродинамическую функцию, направляя возникающие под крыльями потоки в сторону вершины брюшка бабочки (Бродский, Гродницкий, 1985).

Анальный желоб задних крыльев не играет аэродинамической роли лишь в пределах надсемейства Papilionoidea. При этом у Nymphalidae и Satyridae происходит смена его функции: анальное поле, отделенное от остальной части крыла складкой sa_1, вогнуто и заметно увеличено (рис. 1, *2*). Как во время полета, так и в состоянии покоя анальные поля задних крыльев нимфалид и бархатниц неподвижны, облегают брюшко снизу и по бокам и не являются частью машущей поверхности. Таким образом, ось, вокруг которой движется машущая поверхность, проходит по крыловому сочленению и складке sa_1 заднего крыла. Чешуйчатый покров анальных полей нимфалид и сатирид двуслойный (покров остальной части заднего крыла однослоен) и содержит значительное количество светлых ирризирующих чешуек. По-видимому, анальные поля у представителей этих семейств участвуют в регуляции температуры тела. При этом особенности строения чешуйчатого покрова могут создавать эффект «термоса», предохраняя брюшко бабочек от охлаждения.

Задние крылья белянок также не образуют анального желоба. Покров анальных полей у них не отличается от покрова всей машущей поверхности. Отметим, что в цикле взмаха брюшко белянок совершает колебания значительной амплитуды (рис. 2, *3*). Таким образом, во вре-

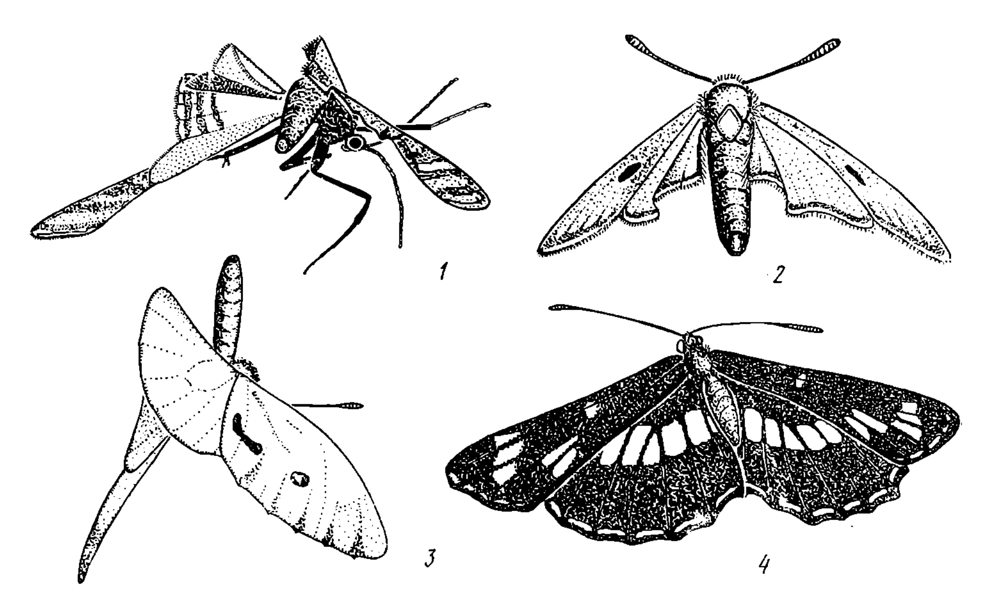


Рис. 2. Деформация крыльев в цикле взмаха:
1 — *Margaritia sticticalis* L., середина маха вниз; *2* — *Thymelicus lineola* Ochs., то же; *3* — *Pieris rapae* L., конец маха вниз; *4* — *Neptis rivularis* Scop., середина маха вниз; *1, 2* — закрепленный полет; *3, 4* — свободный полет.

мя полета задние крылья белянок не облегают брюшко и, по всей видимости, не участвуют в терморегуляции. Утрата анальными полями теплоизолирующей функции обусловила следующий этап преобразования крыльев, который наблюдается у многих Papilionidae. Анальные поля подавляющего большинства парусников заметно редуцированы; складки scup и sa_1 и одна из анальных жилок утрачены. Фотосъемка свободного полета *Parnassius nomion* Hb. показала, что в течение цикла взмаха брюшко малоподвижно и постоянно находится между внутренними краями вырезов задних крыльев.

Необходимо учитывать, что, как и многие другие структуры, анальные поля — полифункциональные образования; у некоторых чешуекрылых они служат местом локализации андрокониальных чешуек.

Функциональная обусловленность формы машущей поверхности в плане обсуждалась многими исследователями (Родендорф, 1949; Бочарова-Месснер, 1982; Бродский, 1987). Показано, что увеличение частоты взмахов коррелирует с сужением крыльев бабочек (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986). При этом у функционально двукрылых представителей самых разных отрядов очертания пары (переднее+заднее) крыльев практически одинаковы. Напротив, форма крыльев медленно машущих бабочек, особенно у тропических представителей Saturniidae, Uraniidae, Morphidae, Nymphalidae, Papilionidae и многих других семейств, крайне разнообразна. Очевидно, что полет с низкой частотой взмахов не предъявляет жестких требований к форме машущей поверхности. В этом случае очертания крыльев определяются прежде всего различными эколого-этологическими особенностями каждого отдельного вида (мимикрия, поведение при встрече полов), но не условиями функционирования крылового аппарата как локомоторной системы.

Заключение. Сопоставляя особенности строения крыльев различных групп чешуекрылых, необходимо отметить заметное упрощение их функционально-морфологической схемы у продвинутых представителей отряда. Одновременно с уменьшением деформации крыльев в цикле взмаха сокращается количество линий деформации и шарнирных элементов; исчезает линия отгиба вершины заднего, а затем и переднего крыла. Сгущение опорных элементов наблюдается близ костального края переднего крыла. В средней части машущей поверхности роль опорного элемента выполняет складка scup переднего крыла; при увеличении абсолютных размеров тела наружный край крыльев укрепляется короткими периферическими складками. Для крупных бабочек характерны два основных типа организации локомоторной системы: с относительно высокой частотой взмахов при уменьшении задних крыльев и стабилизации формы машущей поверхности и с относительно низкой частотой взмахов при расширении задних крыльев и дестабилизации формы машущей поверхности. Эти типы организации связаны непрерывным рядом переходных форм и рассматриваются нами лишь как основные тенденции в эволюции крылового аппарата высших бабочек. Обе группы филогенетически неоднородны, однако конвергентное сходство объектов из разных семейств более отчетливо проявляется среди быстромашущих видов.

Одновременно с уменьшением числа складок, обеспечивающих деформацию крыльев в цикле взмаха, у видов с широкими задними крыльями наблюдается увеличение числа складок в анальной зоне последних. При этом на разной морфологической основе возникают функционально аналогичные системы из чередующихся жилок и складок, обеспечивающие складывание крыла в позе покоя. Во время полета эта морфологическая система формирует анальный желоб, который может ориентировать возникающие под крыльями бабочки потоки воздуха.

Значительное конвергентное сходство крыльев бабочек, принадлежащих к различным таксонам, еще раз подтверждает крайне малую ценность признаков жилкования для установления филогенетических связей между семействами высших чешуекрылых.

Бочарова-Месснер О. М. Морфологическая модель системы жизнеобеспечения на примере машущей поверхности насекомого // Проблемы развития морфологии животных.— М.: Наука, 1982.— С. 128—139.
Бродский А. К. Эволюция крылового аппарата веснянок (Plecoptera). Ч. III. Деформация крыльев веснянки Isogenus nubecula Newman во время полета // Энтомол. обозрение.— 1981.— **60**, вып. 3.— С. 523—534.
Бродский А. К. Полет гигантской веснянки Allonarcys sachalina Klap. и анализ механизма супинации крыльев насекомых // Зоол. журн.— 1986.— **65**, вып. 3.— С. 349—360.
Бродский А. К. Строение и функциональное значение жилок и складок крыльев насекомых // Морфологические основы филогении насекомых.— Л.: Наука, 1987.— С. 4—19.— (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва; Т. 69).
Бродский А. К., Гродницкий Д. Л. Аэродинамика закрепленного полета бабочки-толстоголовки Thymelicus lineola Ochs. (Lepidoptera, Hesperiidae) // Энтомол. обозрение.— 1985.— **64**, вып. 3.— С. 484—492.
Бродский А. К., Иванов В. Д. Функциональная оценка строения крыльев насекомых // Там же.— 1983.— **62**, вып. 1.— С. 48—64.
Гродницкий Д. Л. Проблема создания модели крылового аппарата насекомого. II. Методы изучения полета насекомых.— М., 1987.— 18 с.— Деп. в ВИНИТИ 07.09.87, № 6549-В87.
Гродницкий Д. Л., Козлов М. В. Функциональная морфология локомоторного аппарата и особенности полета первичных молей (Lepidoptera: Micropterigidae, Eriocraniidae) // Зоол. журн.— 1985.— **64**, вып. 11.— С. 1661—1671.
Емельянов А. Ф. Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera // Морфологические основы систематики насекомых.— Л.: Наука, 1977.— С. 3—48.— (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва; Т. 58).
Иванов В. Д. Строение и эволюция крылового сочленения ручейников. I. Исходный тип строения // Вестн. Ленингр. ун-та.— 1985.— № 10.— С. 3—12.
Козлов М. В. Функциональная морфология крыльев и изменчивость их жилкования у низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae — Tischeriidae) // Журн. общей биологии.— 1987 а.— **48**, № 2.— С. 238—247.
Козлов М. В. Функциональная морфология птероторакса и крыльев бабочек ивовой кривоусой листовертки и зерновой моли // Бюл. Всесоюз. ин-та защиты растений.— 1987 б.— № 63.— С. 31—38.
Козлов М. В., Иванов В. Д., Гродницкий Д. Л. Эволюция крылового аппарата и кинематика крыльев чешуекрылых // Усп. совр. биол.— 1986.— **101**, вып. 2.— С. 291—305.
Кузнецов Н. Я. Насекомые чешуекрылые. Insecta, Lepidoptera. Введение. Danaidae (Pieridae+Leptalidae auct.) // Фауна России и сопредельных стран.— Петроград, 1915.— Т. 1, вып. 1.— 336 с.
Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых.— М., 1980.— 191 с.— (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 174).
Родендорф Б. Б. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.— 176 с.— (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 16).
Чистяков Ю. А., Беляев Е. А. Коконопряды рода Gastropacha Ochs. (Lepidoptera, Lasiocampidae) Дальнего Востока СССР // Систематика насекомых Дальнего Востока.— Владивосток, 1984.— С. 56—67.
Wasserthal L. T. Function und Entwicklung der Flügel des Federmotten (Lepidoptera, Pterophoridae) // Z. Morphol. Tiere.— 1974.— **77**, N 2.— S. 127—155.
Wootton R. J. Function, homology and terminology in insect wings // Syst. Entomol.— 1979.— **4**, N 1.— P. 81—93.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
СО АН СССР (Красноярск)
Всесоюзный институт защиты растений
(Ленинград — Пушкин)

Получено 15.04.88

УДК 595.789

А. В.-А. Крейцберг, И. Г. Плющ

ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ СТАДИИ PARNASSIUS LOXIAS (LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE)

Parnassius loxias Püngeler на территории СССР отмечен только в двух небольших пограничных хребтах Центрального Тянь-Шаня: Каинды (Каинды-Катта) и Иныльчектау, причем в первом из них он весьма немногочислен, во втором наблюдались лишь единичные экземпляры. Из сопредельных районов Китая он известен по небольшим сборам начала века. Преимагинальные стадии *P. loxias*, описываемые в настоящей статье, до сих пор не были известны.